Embrithopoda

Die **Embrithopoda** sind eine ausgestorbene und bisher wenig untersuchte Säugetiergruppe, die vom ausgehenden Paläozän bis zum späten Oligozän vor etwa 60 bis 24 Millionen Jahren lebten. Sie gehören zu den Afrotheria und sind näher mit den Rüsseltieren und Seekühen verwandt. Das hauptsächliche Verbreitungsgebiet war Afrika zusammen mit der damals verbundenen Arabischen Halbinsel und das westliche Eurasien, wobei hier bisher nur Funde aus der Türkei und aus Rumänien bekannt sind. Der bedeutendste und am besten dokumentierte Vertreter ist *Arsinoitherium*, welches erstmals Anfang des 20. Jahrhunderts im Fayyum entdeckt wurde. Bis in die 1970er Jahre galt *Arsinoitherium* auch als einziges Mitglied der Embrithopoda, erst dann wurden nach und nach weitere Gattungen und Arten entdeckt. Rekonstruktionen zufolge lebten die Vertreter der Embrithopoda an den Rändern von Seen und Sümpfen.

Embrithopoda
Skelettrekonstruktion von *Arsinoitherium*
Zeitliches Auftreten
Oberes Paläozän bis Oberes Oligozän 60 bis 24 Mio. Jahre
Fundorte
▪ Afrika und Arabische Halbinsel ▪ westliches Eurasien (Türkei, Rumänien)
Systematik
Säugetiere (Mammalia) Höhere Säugetiere (Eutheria) Afrotheria Paenungulata Tethytheria Embrithopoda
Wissenschaftlicher Name
Embrithopoda ANDREWS, 1906

Inhaltsverzeichnis

Merkmale

Paläohabitat und Paläobiologie

Systematik

Äußere und Innere Systematik

Überblick über die Familien und Gattungen der Embrithopoda

Stammesgeschichte

Forschungsgeschichte

Literatur

Einzelnachweise

Weblinks

Merkmale

Die Embrithopoda waren eine wenig formenreiche Gruppe, deren Vertreter bis auf die terminale Form *Arsinoitherium* weitgehend nur anhand von Zahn- und Schädelfundmaterial bekannt ist. Spezielle Merkmale liegen hier in einem Gebiss mit unreduzierter Zahnanzahl, so dass die vollständige Bezahnung der frühen Höheren Säugetiere mit 44 Zähnen bestand. Die Zahnreihe war geschlossen und nicht durch ein Diastema unterbrochen. Zudem wiesen sie mit Ausnahme der frühesten Vertreter sehr hohe (*hypsodonte*) Zahnkronen auf. Weiterhin besaßen die Molaren zwei querstehende Zahnschmelzleisten auf der Kauoberfläche, sie waren

Schädel von *Arsinoitherium*

also typisch für Huftiere *bilophodont* gestaltet. Die Lophodontie bei den Embrithopoda wurde aber nicht durch Leisten zwischen den vier Haupthöckern eines Molars (Para- und Metaconus auf der Wangenseite sowie Proto- und Hypoconus (Pseudohypoconus bei den Tethytheria) auf der Zungenseite; jeweils bezogen auf die oberen Molaren) erreicht. Vielmehr verschoben sich bei den Embrithopoda der Para- und Metaconus von der Wangen- Richtung Zungenseite, während sich die dortigen Höcker reduzierten. Auf der Wangenseite entstanden wiederum aus zwei Nebenhöckern (Para- und Mesostyl) zwei größere Höcker, die sich dann über Leisten mit dem Para- und Metaconus verbanden. Die Leisten zwischen den wangen- und zungenseitigen Höckerstrukturen werden bei den Embrithopoda daher auch mit Präpara- und Prämetacrista bezeichnet und als Pseudolophen („Pseudoleisten“) angesehen. Das unterscheidet die Embrithopoda auch von den Huftieren und den übrigen Tethytheria, bei denen die höckerverbindenden Leisten durch das Proto- und Paraloph gebildet werden. Aufgrund der etwas anders gearteten Struktur geht man bei den Embrithopoda von einer „Pseudolophodontie“ aus.[1][2]

Im übrigen Skelettbau zeigt vor allem *Arsinoitherium* eine äußerlich nashornähnliche Gestaltung mit einem langen und kräftigen Körper, säulenartigen, kurzen Beinen und fünfstrahligen Vorder- und Hinterfüßen. Der Schädel wies zwei charakteristische, knöcherne Hornpaare auf, von denen das vordere sehr groß war und komplett aus dem Nasenbein gebildet wurde. Das hintere kleine saß auf dem Stirnbein auf. Die Ausbildung von Blutkanälchen auf den Hörnern gibt an, dass sie ursprünglich von Haut überzogen waren. Einzelne Schädelreste von frühen Formen wie *Stylolophus* und *Palaeoamasia* weisen darauf hin, dass diese keine Hörner ausgebildet hatte.[3][4][2] Stammesgeschichtlich frühe Vertreter wie *Stylolophus* besaßen vermutlich ein Körpergewicht von 20 bis 30 kg, *Arsinoitherium* als der jüngste Angehörige erreichte mit wohl 1,5 bis 2,4 t Lebendgewicht gewaltige Ausmaße.[2][4]

Paläohabitat und Paläobiologie

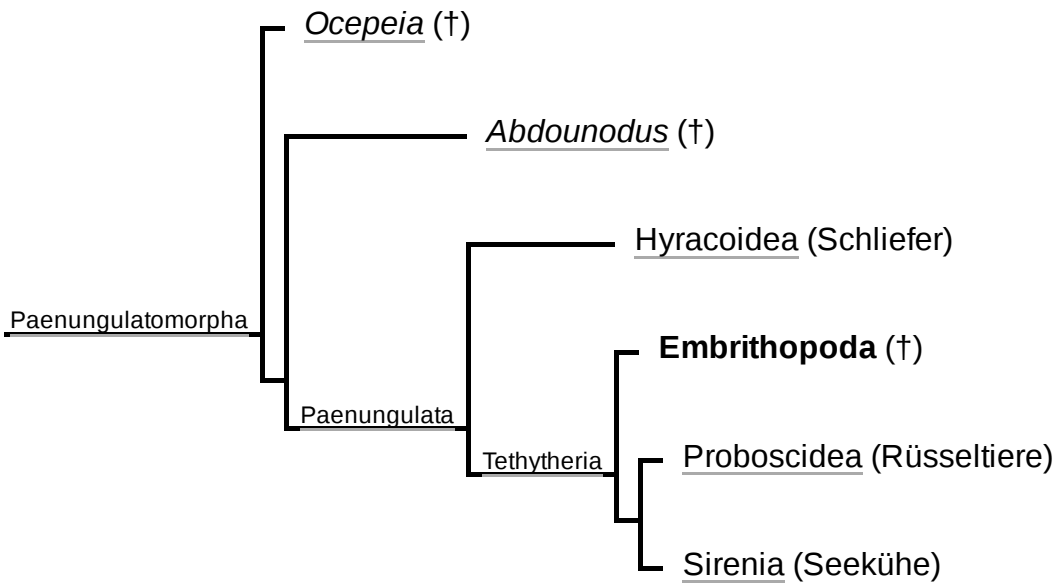
Lebendrekonstruktion von *Arsinoitherium*, Zeichnung von Heinrich Harder

Die Embrithopoda bewohnten die Regionen nördlich und südlich des ehemaligen Tethys-Ozeans. Bekannt sind sie von Funden aus der Türkei, Rumänien und weiten Teilen Afrikas. Die bedeutendsten und bisher umfangreichsten Reste stammen aber aus dem Fayyum in Ägypten. Die Tiere zeigen eine typische Anpassung an einen schweren Körperbau mit sehr langen oberen Beinabschnitten (Oberam- und Oberschenkelknochen) und kurzen unteren, wodurch das Kniegelenk an den Hinterbeinen sehr tief lag und eine kurze Schrittlänge impliziert. Die Füße waren extrem plantigrad ausgebildet, noch stärker als bei heutigen Elefanten. Die nicht verwachsenen Lendenwirbel geben aber einen schwach entwickelten Beckengürtel an, während die Struktur der Halswirbel anzeigt, dass der Schädel meist hoch gehalten wurde. Dadurch waren die Embrithopoda und vor allem *Arsinoitherium* wohl an ein semi-aquatisches Leben angepasst. Die Tiere lebten in Sumpflandschaften, wo sie gelegentlich an Land auf Nahrungssuche gingen. Da Fossilien von unter anderem *Palaeoamasia* in Kohlelagen gefunden wurden, welche in sumpfigen Milieu entstanden, kann eine derartige Lebensweise auch für frühere Formen angenommen werden.[3][5]

Systematik

Äußere und Innere Systematik

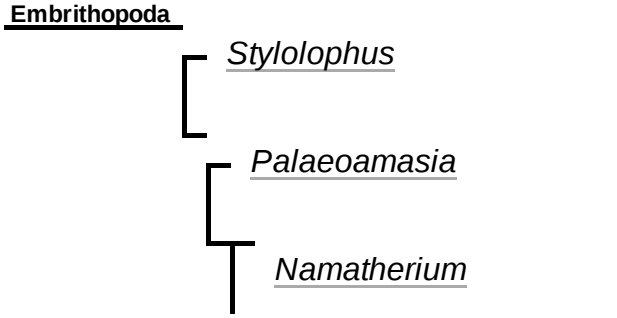
Systematische Stellung der Embrithopoda nach Gheerbrant et al. 2018[2]



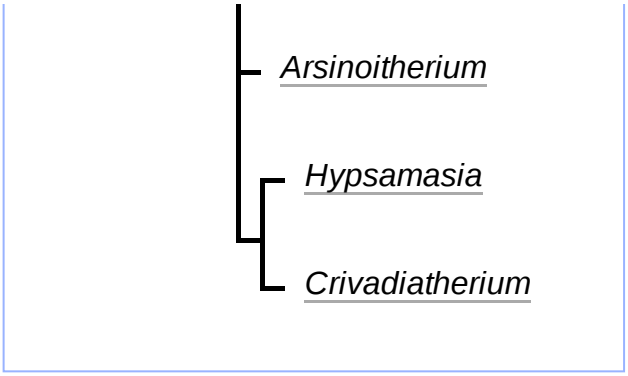
Die Embrithopoda werden in die Säugetiergruppe der Paenungulata eingeordnet und innerhalb dieser genauer in das Taxon der Tethytheria. Die Tethytheria schließen die heute lebenden Vertreter der Elefanten und der Seekühe ein, die somit die nächsten rezenten Verwandten der Embrithopoda darstellen.[6] Dadurch sind die Embrithopoda der Überordnung der Afrotheria zuzuweisen, einer der vier Hauptlinien der Höheren Säugetiere, die allerdings ein molekulargenetisch definiertes Taxon darstellen.[7] Stellte Charles W. Andrews die Embrithopoda anfänglich, 1906, noch in die systematische Nähe der Schliefer,[8] zeigten spätere Untersuchungen eine Verwandtschaft mit den Elefanten und Seekühen auf. Die Stellung innerhalb der Tethytheria wird vor allem durch einige Schädelmerkmale angezeigt, etwa der nach hinten verlängerte Mittelkieferknochen, der das Stirnbein kontaktiert. Dieses Merkmal vereint auch die Seekühe und die Rüsseltiere und gilt als Charakteristikum der Tethytheria.[9] Die genaue Stellung innerhalb der Tethytheria ist aber in Diskussion. So sehen einige Forscher die Embrithopoda als Schwestergruppe der Sirenen oder der Rüsseltiere[10][11] beziehungsweise als Stammgruppe der Tethytheria.[2] Andere wiederum platzieren sie in die Nähe der Phenacolophidae.[6][12] Teilweise werden die Phenacolophidae, die unter anderem *Phenacolophus* und *Minchenella* aus dem Paläozän des östlichen Asiens enthalten, als die urtümlichsten Mitglieder der Embrithopoda eingestuft.[13][14] Dies wurde in der Vergangenheit häufig angezweifelt mit Hinweisen auf eine fehlende Untermauerung dieser Ansicht,[15][16] Untersuchungen zur Mikrostruktur des Zahnschmelzes zeigen, dass die Phenacolophidae nicht zu den Embrithopoda gehören.[17][6] Teilweise gelten die Phenacolophidae als eher basale Gruppe innerhalb der Tethytheria,[3] die Struktur der Mahlzähne könnte auch für eine nähere Beziehung zu den Laurasiatheria, speziell den Unpaarhufern sprechen.[18]

Innerhalb der Embrithopoda werden sechs Gattungen mit acht oder neun Arten unterschieden. Die innere Gliederung bereitet bisher Schwierigkeiten. Ursächlich verantwortlich dafür ist das nur spärlich überlieferte Material. Demnach liegen von drei Gattungen (*Stylolophus*, *Palaeoamasia* und *Arsinoitherium*) sowohl Reste des oberen und unteren Gebisses vor, weitere zwei Gattungen (*Namatherium* und *Hypsamasia*) sind nur über obere Gebissreste bekannt, eine weitere Gattung (*Crivadiatherium*) nur über untere. Dadurch sind die

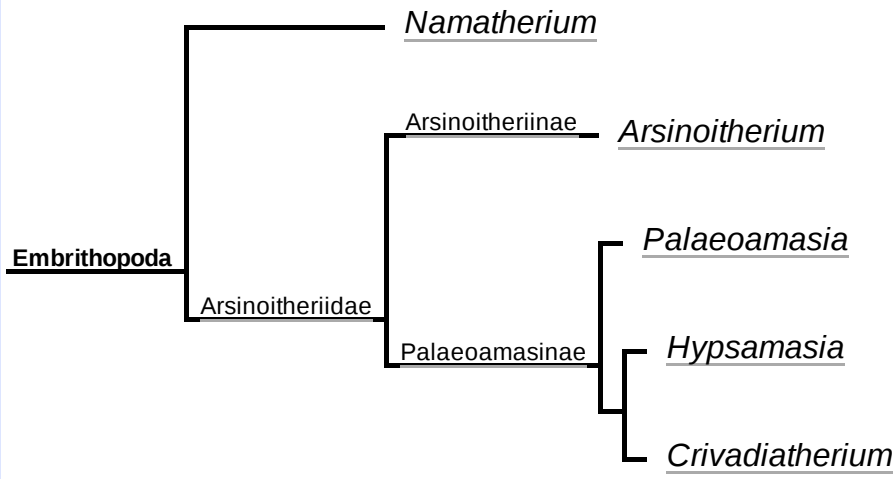
Innere Gliederung der Embrithopoda nach Gheerbrant et al. 2018[2]



Vergleichsmöglichkeiten eingeschränkt und die Beziehungen zueinander können nur lückenhaft rekonstruiert werden. Das sehr urtümliche *Stylolophus* wird an der Basis der Entwicklung der Embrithopoda gesehen, wofür unter anderem die geringe Kronenhöhe der Zähne und einzelne spezielle Zahnmerkmale sprechen. Eine genaue Familienzuweisung wurde aber bisher noch nicht getroffen.[2] Die Gliederung der übrigen Gattungen erfolgt je nach Autor in ein oder zwei Familien. Phylogenetische Untersuchungen aus dem Jahr 2016 unterstützen die Zuweisung in eine Familie, den Arsinoitheriidae. Innerhalb dieser können zwei Unterfamilien unterschieden werden, die Palaeoamasinae und die Arsinoitheriinae. Die Palaeoamasinae sind auf Eurasien beschränkt und stellen stammesgeschichtlich frühe Mitglieder der Gruppe, während die Arsinoitheriinae in Afrika und auf der Arabischen Halbinsel, die damals mit dem Kontinent eine Einheit bildete, verbreitet waren und die stammesgeschichtlich jüngeren Formen einschließen. Beide Gruppen unterscheiden sich in der Größe der Tiere allgemein, dem Grad der Hypsodontie der hinteren Backenzähne und der Intensität der Ausbildung einer dritten Lophe auf dem letzten Molaren.[19] Einige Forscher bevorzugen dagegen eine Aufteilung in zwei Familien, den Palaeoamasidae und den Arsinoitheriidae.[16][20][2] Problematisch hierbei ist die Stellung von *Namatherium*, das in seiner Erstbeschreibung unter Einbeziehung zahlreicher Schädelmerkmale als nahe verwandt mit *Arsinoitherium* betrachtet wurde.[21][4] Die phylogenetischen Untersuchungen aus dem Jahr 2016 sehen es aber aufgrund zahnmorphologischer Charakteristika als Schwestertaxon zu den Palaeamsinae und den Arsinoitheriinae.[19] Dagegen plädiert eine Studie aus dem Jahr 2018 wiederum für eine Nahverwandtschaft mit *Arsinoitherium*.[2]



Innere Gliederung der Embrithopoda nach Erdal et al. 2016[19]



Überblick über die Familien und Gattungen der Embrithopoda

Insgesamt werden sechs Gattung mit acht bis neun Arten unterschieden, einige weitere Arten sind bisher unbeschrieben. Die hier vorgestellte Gliederung folgt Erdal et al. 2016:[5][19][2]

- Ordnung: Embrithopoda Andrews, 1906
  - *Stylolophus* Gheerbrant, Schmitt & Kocsis, 2018
  - *Namatherium* Pickford, Senut, Morales, Mein & Sanchez, 2008
- Familie: Arsinoitheriidae Andrews, 1904
  - Unterfamilie: Arsinoitheriinae Andrews, 1904

        - *Arsinoitherium* Beadnell, 1902
    - Unterfamilie Palaeoamasinae (auch Palaeoamasiinae) Sen & Heintz, 1979
        - *Palaeoamasia* Ozansoy, 1966
        - *Hypsamasia* Maas, Thewissen & Kappelmann, 1998
        - *Crivadiatherium* Radulesco, Iliesco & Iliesco, 1976

Stammesgeschichte

Die Embrithopoda besitzen eine relativ lange stammesgeschichtliche Vergangenheit, die im ausgehenden Paläozän vor rund 60 Millionen Jahren begann. Ihr Ursprung und evolutionäre Geschichte sind weitgehend noch ungeklärt. Die Verteilung des Fossilmaterials mit den palaeoamasinen Formen am nördlichen und den arsinoitheriinen Formen am südlichen Rand des Tethys-Ozeans führte anfänglich zur Diskussion eines sowohl eurasischen wie afroarabischen Ursprung mit jeweiligen anschließenden Auswanderungsereignissen. Die Tatsache, dass die jüngsten Vertreter der Palaeoamasinae und die ältesten der Arsinoitheriinae sich zeitlich überschneiden, lässt aber eine direkte Herkunft letzterer aus ersteren zweifelhaft erscheinen. Demnach muss die Aufspaltung der Embrithopoda wesentlich weiter in der Vergangenheit liegen, wofür wiederum auch die paläobiogeographische Verbreitung der beiden Verwandtschaftsgruppen spricht. Generelle Entwicklungstrends innerhalb der Embrithopoda sind in der allgemein massiven Körpergrößenzunahme und der Umgestaltung der Backenzähne von niedrigen zu hohen Zahnkronen zu finden.[20][19]

Die bisher stammesgeschichtlich ursprünglichste Form liegt mit *Stylolophus* aus dem Ouled-Abdoun-Becken in Marokko vor und datiert in das Untere Eozän. Das relativ kleine Tier mit einer Molarenreihe von 4 cm Länge besaß bereits die typischen Backenzähne mit zwei Leisten, die Zahnkronen waren aber noch relativ niedrig. Die Schädel ist über ein fragmentiertes Stück dokumentiert. An diesem sind noch keine Hörner erkennbar, allerdings treten vergrößerte Stirnhöhlen auf, die möglicherweise als Vorstufen der Hornausbildung angesehen werden können. Sowohl das hohe Alter als auch die urtümlichen Merkmale von *Stylolophus* können als Hinweis darauf gewertet werden, dass die Embrithopoda in Afrika entstanden und sich erst später über die Tethys nach Norden ausbreiteten. Der ehemalige Ozean trennte damals die eurasische von der afrikanischen Festlandsmasse.[2]

Vom Nordrand der Tethys konnte allerdings der fossil bisher älteste Nachweis der Embrithopoda erbracht werden. Es handelt sich um *Hypsamasia* aus der Uzunçarsidere-Formation im Haymana-Polatlı-Becken in der Nähe von Ankara im zentralen Anatolien. Die stratigraphische Position dieser fossilreichen Gesteinsbildung wird aufgrund von Begleitfunden wie dem Huftier *Hilalia* aus der Gruppe der Pleuraspidotheriidae mit dem ausgehenden Paläozän angenommen, allerdings ist die genaue Einstufung in Diskussion. *Hypsamasia* ist nur anhand weniger Oberkieferbackenzähne bekannt, die deutlich hochkronig sind (*hypsodont*).[16] Gegenüber *Hypsamasia* war *Palaeoamasia* mit seinen eher niederkronigen (*brachyodonten*) Backenzähnen noch markant urtümlicher gestaltet. Zudem erreichte es nicht die Ausmaße seines Verwandten, der zweite Molar wurde durchschnittlich 2,9, der dritte 4 cm breit. Die Typusfundstelle umfasst die Eski-Çeltek-Formation in der Nähe von Amasya in der nördlichen, zentralen Türkei. Diese gehört dem Ypresium des Unteren Eozäns an, was anhand eines dünnen foraminiferenhaltigen Bandes dicht über der eigentlichen Fundschicht angezeigt wird, weiterhin auch durch die Anwesenheit des mit *Hilalia* verwandten *Parabunodon*.[22] Bisher ist *Palaeoamasia* von etwa rund einem halben Dutzend Fundstellen in der Türkei bekannt, so unter anderem aus Bultu-Zile und Çiçekdag, ebenfalls beide Türkei. Zahnfunde aus Boyabat an der türkischen Schwarzmeerküste gehören in den Übergang vom Eozän zum Oligozän und repräsentieren die bisher jüngsten Funde der Embrithopoda in Eurasien.[20] Das gesamte Fundmaterial von *Palaeoamasia* umfasst nur rund ein Dutzend Reste von Unterkiefer- über Oberkieferfragmenten bis hin zu Schädelteilen. Die Erhaltung des Schädeldaches der beiden bekannten Schädel lässt vermuten, dass bei *Palaeoamasia* noch keine knöchernen Hörner ausgebildet waren.[23][19] *Crivadiatherium* wiederum zeigte deutlich modernere Merkmale gegenüber *Palaeoamasia* und

Hypsamasia, die sich unter anderem in stärker molarisierten Prämolaren niederschlagen. Auch war es insgesamt größer und besaß einen zweiten Molar von etwa 4,8 und einen dritten von 5,5 cm Länge. Entdeckt wurde die Gattung, der wenigstens zwei Arten zugewiesen werden können, in der Hateg-Depression im westlichen Teil Rumäniens.[24][16] Das Alter der Fundstelle ist nicht vollständig geklärt, liegt aber zwischen Unterem Oligozän und Mittlerem Eozän.[5]

In Afrika sind die Embrithopoden erst wieder im Mittleren Eozän vor rund 49 Millionen Jahren mit *Namatherium* belegbar. Dieses ist bisher nur anhand eines Teilschädels aus der Nähe von Black Crow im Sperrgebiet von Namibia überliefert. Es zeichnet sich durch einen einfacheren Zahnbau mit wenig molarisierten vorderen Backenzähnen aus, die hinteren waren stärker hochkronig als bei den eurasischen Embrithopoden. Allerdings erreichte *Namatherium* nicht die Ausmaße der späteren Embrithopoden Afrikas, was sich an der Länge der Molarenserie von etwa 11,6 cm zeigt. Ob die Gattung bereits Hörner trug, ist aufgrund der Erhaltung des Schädels nicht zu beantworten, einige anatomische Merkmale im Bereich der Nase weisen aber darauf hin.[21][4] Den bekanntesten und am häufigsten überlieferten Vertreter stellten die Embrithopoda mit *Arsinoitherium*, der vom Oberen Eozän bis zum Ende des Oligozän über weite Teile des heutigen Afrika verbreitet war. Insgesamt sind mehr als 47 Individuen überliefert. Das Skelett ist nahezu umfassend untersucht, es gibt aber kein vollständig artikuliertes Skelett.[25] Es ist zudem der größte Angehörige der Embrithopoda, dessen hinteren beiden Molaren 7,7 beziehungsweise 7,4 cm in der Länge maßen, die gesamte Molarenreihe wurde bis zu 23 cm lang. Zudem waren die Backenzähne extrem *hypsodont* und erreichten bis zu 13 cm Kronenhöhe.[4] Herausragend sind die Funde des Fayyum in Ägypten dessen Ablagerungen in die Zeit des Oberen Eozän und des Unteren Oligozän vor 40 bis 30 Millionen Jahren datieren. Eine ähnliche stratigraphische Reichweite haben die Reste von der ebenfalls bedeutenden Fundstelle Dor el Talha in Libyen. Weitere obereozäne Funde stammen aus Tunesien[26] und dem Oman[27] auf der Arabischen Halbinsel, welche damals mit Afrika eine Landmasse formte.[28] Aus dem Unteroligozän reihen sich weiterhin Funde von Malembe in Angola und von der Fundstelle Chilga in Äthiopien ein. An letzterem Fundplatz konnte zudem bisher unikat die größere der zwei beschriebenen Arten von *Arsinoitherium* erkannt werden.[29][28] Der bisher jüngste Nachweis von *Arsinoitherium* und damit auch der Embrithopoda stammt aus Lothidok im nordwestlichen Kenia. Er datiert in das Obere Oligozän vor 27 bis 24 Millionen Jahren, umfasst bisher aber nur einen isolierten Backenzahn. Nach bisheriger Erkenntnis starben die Embrithopoda demnach noch vor dem Beginn des nachfolgenden Miozän aus, Funde aus dieser Zeit sind nicht bekannt.[30][5] Ihr Ende könnte mit den gravierenden Änderungen im Übergang vom Oligozän zum Miozän einhergehen, als durch die Schließung der Tethys eine Landbrücke nach Eurasien entstand und so ein großer Faunenaustausch zwischen diesen beiden Kontinentalmassen einsetzte. Im Gegensatz zu den eher konservativen Embrithopoda erlebten andere ursprünglich endemisch afrikanische Tiergruppen wie etwa die Rüsseltiere eine umfassende Diversifizierung und besiedelten erfolgreich Eurasien.[31]

Forschungsgeschichte

Ursprünglich waren die Embrithopoda nur aus dem Fayyum in Ägypten bekannt, wobei alle Funde zur Gattung *Arsinoitherium* gehörten, das gleichzeitig das häufigste und am besten untersuchte Mitglied der gesamten Ordnung darstellt. Diese waren zuerst im Übergang vom 19. zum 20. Jahrhundert entdeckt worden, als der britische Geologe Hugh John Llewellyn Beadnell erstmals die Ablagerungen des Fayyum-Beckens untersuchte und dort auf Fossilien stieß. Nachdem sich ihm Charles William Andrews angeschlossen hatte, konnten ab 1901 weitere Funde geborgen werden, so unter anderem Riesenschlangen wie *Gigantophis* oder Rüsseltiere wie *Barytherium* und *Moeritherium*. Unter den Funden befanden sich auch Reste eines bis 3,4 m langen Säugetieres mit zwei knöchernen Hornpaaren auf dem Schädel, das 1902 von Beadnell die wissenschaftliche Bezeichnung *Arsinoitherium* erhielt. Weitere Arbeiten vor Ort erfolgten etwa zur gleichen Zeit durch den deutschen und österreichischen Forscher Eberhard Fraas und Richard Markgraf, die ebenfalls Funde von *Arsinoitherium* erbrachten. Im Jahr 1907 führte dann das American Museum of Natural History unter Leitung von Henry Fairfield Osborn eine große Expedition in die Fayyum-Region durch und entdeckte dabei wenigsten sechs vollständige Schädel von *Arsinoitherium*.[8][32] Bis weit nach der Mitte des 20.

Jahrhunderts waren sowohl die Gattung *Arsinoitherium* als auch die gesamte Ordnung der Embrithopoda nur aus dem Fayyum bekannt. Erst ab den 1980er Jahren wurden in weiteren Bereichen des afrikanischen Kontinentes zusätzliche Funde entdeckt, so im nördlichen Teil, etwa Libyen und Tunesien,[26] in Angola im südwestlichen Afrika und in Ostafrika, etwa Äthiopien[28] und Kenia.[30] Um die Jahrtausendwende konnte diese fast panafrikanische Verbreitung dann durch Fossilien von der Arabischen Halbinsel erweitert werden.[27][5]

Bereits 1966 waren Zahnreste aus der Eski-Çeltek-Kohlemine in der nördlichen Türkei der neuen Gattung *Palaeoamasia* zugewiesen worden, die aufgrund der Gestaltung der Oberkiefermolaren aber als Mitglied der Chalicotheriidae und so innerhalb der Unpaarhufer stehend aufgefasst wurde. Weiteres und aussagekräftigeres Fundmaterial führte 1979 zur Einordnung in die Embrithopoda. Dort bildeten sie eine eigene Unterfamilie, die Palaeoamasinae, die den Arsinoitheriinae gegenüberstand, allerdings nicht als deren direkter phylogenetischer Vorfahre angesehen wurde.[23] Nur wenige Jahre zuvor war mit *Crivadiatherium* ein weiteres Mitglied der Embrithopoda aus Rumänien beschrieben worden, das in systematischer Nähe zu *Palaeoamasia* steht.[15] Diesen Funden folgten weitere der gleichen Gattung in den 1980er Jahren. Damit war gezeigt, dass die Embrithopoda ursprünglich wesentlich weiter verbreitet waren und von Afrika bis zum westlichen Eurasien vorkamen.[24] Ende der 1990er wurde *Hypsamasia* in der Zentraltürkei entdeckt. Da sich nun auch eine höhere Formenvielfalt innerhalb der Embrithopoda herausstellte, wurde im gleichen Zuge die Unterfamilie der Palaeoamasinae auf Familienebene angehoben, da diese bisher nur in Eurasien nachgewiesenen Vertreter sich deutlich von den afrikanischen Embrithopoden unterschieden.[16] Dies ist aber nicht allgemein anerkannt.[19] Im Jahr 2008 wurde das im südwestlichen Afrika aufgefundene *Namatherium* als ein naher Verwandter von *Arsinoitherium* und als ein stammesgeschichtlich älterer Vertreter der afroarabischen Embrithopoda wissenschaftlich eingeführt.[21][4] Die bisher urtümlichste Form erhielt im Jahr 2018 mit der Gattung *Stylolophus* ihre wissenschaftliche Anerkennung. Funde sind aus Marokko überliefert.[2]

Nur wenige Jahre nach der Erstbeschreibung von *Arsinoitherium*, 1904, verwies Andrews die Gattung zuerst in die Gruppe der Amblypoda, in der damals unter anderem auch die Dinocerata und Pantodonta standen.[33] Noch im gleichen Jahr verwarf er diese Verwandtschaftsbeziehung und kreierte das Taxon Barypoda, dessen Name eine Referenz auf die kräftigen Gliedmaßen von *Arsinoitherium* darstellt. (im selben Zug führte Andrews die Barytheria ein, in welche er *Barytherium*, einen frühen Vertreter der Rüsseltiere, verwies und gruppierte diese mit den Amblypoda).[34] Barypoda erwies sich darauf folgend als präokkupiert, da Ernst Haeckel diese Bezeichnung bereits 1866 für einige Beuteltiere verwendet hatte. Aus diesem Grund benannte Andrews seine Barypoda im Jahr 1906 in Embrithopoda um. Der Name setzt sich aus den griechischen Wörtern *ἐμβριθής* (*embrithēs* „schwer“ oder „gewichtig“) sowie *πους* (*pous*, „Fuß“) zusammen und hat demzufolge die gleiche Bedeutung wie Barypoda.[35] Der Namenswechsel wurde in der Fachzeitschrift *Nature* veröffentlicht, in seinem im gleichen Jahr erschienenen umfassenden Werk *A descriptive catalogue of the Tertiary Vertebrata of the Fayum, Egypt* konnte Andrews die Bezeichnung Embrithopoda nur in einer Fußnote erwähnen.[8][36][3]

Literatur

- Ozan Erdal, Pierre-Olivier Antoine und Sevket Sen: *New material of Palaeoamasia kansui (Embrithopoda, Mammalia) from the Eocene of Turkey and a phylogenetic analysis of Embrithopoda at the species level.* Palaeontology, 2016 doi: 10.1111/pala.12247
- Kenneth D. Rose: *The beginning of the age of mammals.* Johns Hopkins University Press, Baltimore, 2006, S. 1–431 (S. 265–267)
- Sevket Sen: *Dispersal of African mammals in Eurasia during the Cenozoic: Ways and whys.* Geobios 46, 2013, S. 159–172

Einzelnachweise

1. Nicholas Court: *A unique form of dental bilophodonty and a functional interpretation of peculiarities in the masticatory system of Arsinoitherium (Mammalia, Embrithopoda).* Historical Biology: An International Journal of Paleobiology 6 (2), 1992, S. 91–111.
2. Emmanuel Gheerbrant, Arnaud Schmitt und László Kocsis: *Early African Fossils Elucidate the Origin of Embrithopod Mammals.* Current Biology, 2018 doi:10.1016/j.cub.2018.05.032
3. Kenneth D. Rose: *The beginning of the age of mammals.* Johns Hopkins University Press, Baltimore, 2006, S. 1–431 (S. 265–267)
4. William Sanders, D. Tab Rasmussen und John Kappelman: *Embrithopoda.* In: Lars Werdelin und William Joseph Sanders (Hrsg.): *Cenozoic Mammals of Africa.* University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London, 2010, S. 115–122
5. Sevket Sen: *Dispersal of African mammals in Eurasia during the Cenozoic: Ways and whys.* Geobios 46, 2013, S. 159–172
6. Emmanuel Gheerbrant, Mbarek Amaghzaz, Baadi Bouya, Florent Goussard und Charlène Letenneur: *Ocepeia (Middle Paleocene of Morocco): The Oldest Skull of an Afrotherian Mammal.* PLOSone 9 (1), 2014, S. e89739 ([1] (http://www.plosone.org/article/info%3Adoi%2F10.1371%2Fjournal.pone.0089739))
7. Michael J. Stanhope, Victor G. Waddell, Ole Madsen, Wilfried W. de Jong und S. Blair Hedges: *Gregory C. Cleven, Diana Kao and Mark S. Springer. 1998. Molecular evidence for multiple origins of Insectivora and for a new order of endemic African insectivore mammals.* PNAS 95, 1998, S. 9967–9972
8. Charles W. Andrews: *A descriptive catalogue of the Tertiary Vertebrata of the Fayum, Egypt.* London, 1906, S. 1–324 (S. xiv)
9. Nicholas Court: *The skull of Arsinoitherium (Mammalia, Embrithopoda) and the higher order interrelationships of Ungulates.* Palaeovertebrata 22 (1), 1992, S. 1–43
10. Erik R Seiffert: *A new estimate of afrotherian phylogeny based on simultaneous analysis of genomic, morphological, and fossil evidence.* BMC Evolutionary Biology 7, 2007, S. 224
11. Julien Benoit, Samuel Merigeaud und Rodolphe Tabuce: *Homoplasy in the ear region of Tethytheria and the systematic position of Embrithopoda (Mammalia, Afrotheria).* Geobios 46, 2013, S. 357–370
12. Rodolphe Tabuce, Laurent Marivaux, Mohammed Adaci, Mustapha Bensalah, Jean-Louis Hartenberger, Mohammed Mahboubi, Fateh Mebrouk, Paul Tafforeau und Jean-Jacques Jaeger: *Early Tertiary mammals from North Africa reinforce the molecular Afrotheria clade.* Proceedings of the Royal Society Series B 274, 2007, S. 1159–1166.
13. Malcolm C. McKenna und Earl Manning: *Affinities and paleobiogeographic significance of the Mongolian Paleogene genus Phenacolophus.* In: J. L. Hartenberger (Hrsg.): *Faunes de Mammifères du Paléogène d'Eurasie.* Geobios, MS 1, 1977, S. 61–85
14. Malcolm C. McKenna und Susan K. Bell: *Classification of mammals above the species level.* Columbia University Press, New York, 1997, S. 1–631 (S. 87–91)
15. Constantin Radulesco, Gheorghe Iliesco und Maria Iliesco: *Un Embrithopode nouveau (Mammalia) dans la Paléogene de la dépression de Hateg (Roumanie) et la géologie de la région.* Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Mitteilungshefte 11, 1976, S. 690–698
16. M. C. Maas, J. G. M. Thewissen und J. Kappelmann: *Hypsamasia seni (Mammalia: Embrithopoda) and other mammals from the Eocene Kartal Formation of Turkey.* Bulletin of Carnegie Museum of Natural History 34, 1998, S. 286–297
17. Wighart von Koenigswald: *Unique differentiation of radial enamel in Arsinoitherium (Embrithopoda, Tethytheria).* Historical Biology 25 (2), 2013, S. 183–192
18. Emmanuel Gheerbrant, Andrea Filippo und Arnaud Schmitt: *Convergence of Afrotherian and Laurasiatherian Ungulate-Like Mammals: First Morphological Evidence from the Paleocene of Morocco.* PLoS ONE 11 (7), 2016, S. e0157556 doi:10.1371/journal.pone.0157556
19. Ozan Erdal, Pierre-Olivier Antoine und Sevket Sen: *New material of Palaeoamasia kansui (Embrithopoda, Mammalia) from the Eocene of Turkey and a phylogenetic analysis of*

Embrithopoda at the species level. Palaeontology, 2016 doi: 10.1111/pala.12247

20. William J. Sanders, Wojciech Nemec, Mauro Aldinucci, Nils E. Janbu und Massimiliano Ghinassi: *Latest Evidence of Palaeoamasia (Mammalia, Embrithopoda) in Turkish Anatolia.* Journal of Vertebrate Paleontology 34 (5), 2014, S. 1155–1164
21. Martin Pickford, Brigitte Senut, Jorge Morales, Pierre Mein und Israel M. Sánchez: *Mammalia from the Lutetian of Namibia.* Memoir of the Geological Survey of Namibia 20, 2008, S. 465–514
22. Grégoire Métais, Emmanuel Gheerbrant und Sevket Sen: *Re-interpretation of the genus Parabunodon (Ypresian, Turkey): implications for the evolution and distribution of pleuraspidotheriid mammals.* Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments 92, 2012, S. 477–486
23. Sevket Sen und Emile Heintz: *Palaeoamasia kansui Ozansoy 1966, embrithopode (Mammalia) de l'Éocene d'Anatolie.* Annales de Paléontologie (Vertébres) 65 (1), 1979, S. 73–91
24. Constin Radulesco und Jean Sudre: *Crivadiatherium iliescui n. sp., nouvel Embrithopde (Mammalia) de la Paléogene ancien de la dépression de Hateg (Roumanie).* Palaeovertebrata 15 (3), 1985, S. 139–157
25. Donald R. Prothero und Robert M. Schoch: *Horns, tusks, and flippers. The evolution of hoofed mammals.* Johns Hopkins University Press, Baltimore, 2003, ISBN 0-8018-7135-2 (S. 141–143)
26. Nicolas Vialle, Gilles Merzeraud, Cyrille Delmer, Monique Feist, Suzanne Jiquel, Laurent Marivaux, Anusha Ramdarshan, Monique Vianey-Liaud, El Mabrouk Essid, Wissem Marzougui, Hayet Khayati Ammar und Rodolphe Tabuce: *Discovery of an embrithopod mammal (Arsinoitherium?) in the late Eocene of Tunisia.* Journal of African Earth Sciences 87, 2013, S. 86–92
27. Abdul Razak Al-Sayigh, Sobhi Nasir, Anne S. Schulp und Nancy J. Stevens: *The first described Arsinoitherium from the upper Eocene Aydim Formation of Oman: Biogeographic implications.* Palaeoworld 17, 2008, S. 41–46
28. William J. Sanders, John Kappelman und D. Tab Rasmussen: *New large−bodied mammals from the late Oligocene site of Chilga, Ethiopia.* Acta Palaeontologica Polonica 49 (3), 2004, ISSN 0567-7920, S. 365–392
29. Martin Pickford: *Première découverte d'une faune mammalienne terrestre paléogène d'Afrique sub-saharienne.* Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris 302, 1986, S. 1205–1210 ([2] (http://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k5675350v/f1211.image))
30. D. Tab Rasmussen und Mercedes Gutiérrez: *A Mammalian fauna from the Late Oligocene of Northwestern Kenya.* Palaeontographica Abteilung A 288 (1-3), 2009, S. 1–52
31. John Kappelman, D. Tab Rasmussen, William J. Sanders, Mulugeta Feseha, Thomas Bown, Peter Copeland, Jeff Crabaugh, John G. Fleagle, Michelle Glantz, Adam Gordon, Bonnie Jacobs, Murat Maga, Kathleen Muldoon, Aaron Pan, Lydia Pyne, Brian Richmond, Timothy Ryan, Erik R. Seiffert, Sevket Sen, Lawrence Todd, Michael C. Wiemann und Alisa Winkler: *Oligocene mammals from Ethiopia and faunal exchange between Afro-Arabia and Eurasia.* Nature 426, 2003, S. 549–552
32. Vincent L. Morgan und Spencer G. Lucas: *Notes From Diary–Fayum Trip, 1907 (based on the expedition diary and photographs of Walter Granger).* Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science 22, 2002, S. 1–148 (online) (http://econtent.unm.edu/cdm4/document.php?CISOROOT=/bulletins&CISOPTR=529&REC=3)
33. Charles W. Andrews: *Further notes on the mammals of the Eocene of Egypt.* Geological Magazine 5, 1904, S. 157–162 ([3] (http://www.biodiversitylibrary.org/item/96110#page/189/mode/1up))
34. Charles W. Andrews: *Note on the Barypoda, an new order of ungulate mammals.* Geological Magazine 5, 1904, S. 481–482 ([4] (http://www.biodiversitylibrary.org/item/96110#page/555/mode/1up))
35. Charles W. Andrews: *A suggested change in nomenclature.* Nature 73, 1906, S. 224

36. George Gaylord Simpson: *The Principles of Classification and a Classification of Mammals.* Bulletin of the American Museum of Natural History 85, 1945, S. 1–350 (S. 134 und 249)

Weblinks

Commons: Embrithopoda (https://commons.wikimedia.org/wiki/Category:Embrithopoda?uselang=de) – Sammlung von Bildern, Videos und Audiodateien

Abgerufen von „https://de.wikipedia.org/w/index.php?title=Embrithopoda&oldid=191098656“

Diese Seite wurde zuletzt am 6. August 2019 um 19:28 Uhr bearbeitet.

Der Text ist unter der Lizenz „Creative Commons Attribution/Share Alike“ verfügbar; Informationen zu den Urhebern und zum Lizenzstatus eingebundener Mediendateien (etwa Bilder oder Videos) können im Regelfall durch Anklicken dieser abgerufen werden. Möglicherweise unterliegen die Inhalte jeweils zusätzlichen Bedingungen. Durch die Nutzung dieser Website erklären Sie sich mit den Nutzungsbedingungen und der Datenschutzrichtlinie einverstanden.
Wikipedia® ist eine eingetragene Marke der Wikimedia Foundation Inc.